云 南 植 物 研 究 2010，32(3)：189～203
Acta Botanica Yunnanica DOI：10.3724/SP.J.1143.2010.10004

美洲鳄梨属植物的叶表皮微形态特征及其分类学意义*

郭莉娟[1,2]，王志华[1,2]，李 捷[1**]
（1 中国科学院西双版纳热带植物园，云南 昆明 650223；2 中国科学院研究生院，北京 100049）

摘要：在光学显微镜下，对美洲鳄梨属 54 种植物的叶表皮微形态特征进行了观察，研究发现叶表皮细胞形状多为规则形；垂周壁一般平直；大多数种类的叶表皮具均匀分布的单细胞毛状体；平列型气孔器下生，随机分布于网状叶隙内，可进一步分为 3 个小类；形态相似的物种通常具有相似的叶表皮特征。本研究选取了 19 个特征进行 PCA 分析，发现鳄梨属被明显分为 2 个支系。叶表皮特征在种内比较稳定，种间存在一定差异，表皮细胞形状、气孔器形态及其突出物等特征组合对于鳄梨属种尤其一些表型相似的种类的鉴定有一定的帮助。

关键词：美洲；鳄梨属；叶表皮；微形态特征
中图分类号：Q 944 **文献标识码**：A **文章编号**：0253-2700(2010)03-189-15

Micro-morphological Characteristics of Leaf Epidermis under Light Microscopy and Its Taxonomic Significance in *Persea* (Lauraceae) from America

GUO Li-Juan[1,2], WANG Zhi-Hua[1,2], LI Jie[1**]
(1 *Xishuangbanna Tropical Botanical Garden*, *Chinese Academy of Sciences*, Kunming 650223, China;
2 *Graduate University of Chinese Academy of Sciences*, Beijing 100049, China)

Abstract: Leaf epidermal micro-morphological characters of 54 species belonging to genus *Persea* (Lauraceae) from America were comparatively studied by the means of light microscopy. It was shown that the leaf epidermal cells were usually regular bearing with straight or beaded anticlinal walls. Most of these species had unicellular trichomes uniformly distributed. The stomatal apparatus which were paracytic, only randomly presented in the areoles of abaxial epidermis for all sampled species, can be assigned into three types. The results showed that similar leaf epidermal characters can be found in the species with similar morphology. Nineteen characters were selected for PCA analysis, and the sampled species was divided into two clades. The characters of leaf epidermis were little different within a species but can vary among species. However, the multiple leaf epidermal characters including the shape of epidermal cells, the shape of stomatal apparatus, stomatal ledges and some distinct characters were relatively constant and taxonomically quite useful for the identification of some species with similar phenotypes.

Key words: America; *Persea*; Leaf epidermis; Micro-morphological characteristics

以热带水果鳄梨 *Persea americana* Mill. 而著名的鳄梨属 *Persea* Mill. 是樟科（Lauraceae）植物的重要组成部分，约有 90 个种，主要分布于新世界热带美洲，仅 *Persea indica*（L.）

* 基金项目：国家自然科学基金（30870170）和中科院植物园和生物分类学研究项目（KSCX2-YW-Z-001）
** 通讯作者：Author for correspondence；E-mail：jieli@xtbg.ac.cn
收稿日期：2010-01-06，2010-03-31 接受发表
作者简介：郭莉娟（1986—）女，在读硕士研究生，主要从事植物系统与保护生物学研究。

Spreng. 一种产于非洲（Rowher 等，2009）。

Kopp（1966）将新世界热带分布的鳄梨属分为 *Persea* subg. *Persea* 和 *Persea* subg. *Eriodaphne* Nees 两个亚属。*Persea* subg. *Persea* 包括的种类有：*P. schiedeana* Nees、*P. steyermarkii* C. K. Allen、*P. floccose* Mez 和 *P. americana* Mill. 及其两变种 *P. americana* var. *drymifolia*（Schltdl. & Cham.）S. F. Blake、*P. americana* var. *nubigena*（L. O. Williams）L. E. Kopp，这些种类两轮花被片等大或近等大，被片两面具毛，在花期卷曲，果期常从基部凋落，四室雄蕊，第三轮雄蕊基部有具柄腺体，雌蕊被毛；*Persea* subg. *Eriodaphne*（剩下的种）花被片不等大，外轮花被片内表面光滑（但 *P. rigens* C. K. Allen 花被片两面具毛），常不及内轮花被片 1/2 长，果期宿存，雄蕊药室数目可变（0，2 或 4），无柄腺体位于花丝基部，雌蕊光滑或被毛。但同时鳄梨属一些过渡种类的存在使两亚属之间的界限有些模糊，如 *P. pallida*（Nees）Oliv.、*P. rigens*、*P. albida* Kosterm.、*P. steyermarkii* 和 *P. sylvatica* van der Werff 花被片等大，却在果期宿存；*P. julianae* van der Werff 花被片不等大却在果期脱落（Kopp，1966；van der Werff，2002）。此外，Ben-Ya′acov（1995）依据 *P. schiedeana* 的叶、枝为纤维质地，花序橙黄色将其作为一个组，而鳄梨亚属的其它成员组成另一组。

Williams（1977）曾将 *P. parvifolia* L. Wms.、*P. guatemalensis* L. Wms.、*P. primatogena* Williams & Molina 归入 *Persea* subg. *Persea*，后来 Rojas 等（2007）又将 *P. tolimanensis* Schieber、*P. gigantea* L. Wms. 和 *P. zentmyerii* Schieber & Berg 也归入 *Persea* subg. *Persea*，但 van der Werff（2002）指出 *P. tolimanensis* 和 *P. zentmyerii* 是不合法的名称；Mhameed 等（1997）将 *P. indica*、*P. longipes*（Schi.）Meissn. 和 *P. cinerascens* Blake 归入了 *P. drymifolia*（*Persea* subg. *Persea*），而 Rohwer 等（2009）的研究结果表明 *P. indica* 属于 *Persea* subg. *Eriodaphne*。Kostermans（1993）认为 *Persea* subg. *Eriodaphne* 应另立为一属即 *Mutisiopersea*，van der Werff（2002）并不同意 Kostermans 这一处理，但 Rohwer 等（2009）支持这一观点。Rojas 等（2007）认为 *Persea* subg. *Persea* 和 *Persea* subg. *Eriodaphne* 应为独立的两个属。近期研究结果（Rojas 等，2007；Rohwer 等，2009；陈俊秋等，2009）表明鳄梨属是一个多系类群，其内部的系统学关系及类群间的界限较为模糊。

Christophel and Rowett（1996）对澳大利亚产樟科 11 个属 70 多种植物叶表皮微形态特征进行了观察，结果表明叶表皮特征对樟科的属种分类很有价值，尽管他们的取样物种只代表樟科的小部分，也缺乏显著的特征来分离它们，但为后续深入开展樟科叶表皮研究提供了依据。Nishida and van der Werff（2007）研究了樟科琼楠属（*Beilschmiedia* Nees）、厚壳桂属（*Cryptocarya* R. Br.）、*Potameia* Thouars 和 *Aspidostemon* Rohwer & H. G. Richt. 共 38 个种的叶表皮特征，进一步确定了叶表皮特征在解决了解甚少的问题种和具不止一个属典型特征的疑难种的归属上是很有潜力的。叶表皮特征还被应用于解决土楠属（*Endiandra* R. Br.）、檬果樟属（*Caryodaphnopsis* Airy Shaw）、木姜子属复合群（*Litsea* complex Lam.）和润楠属（*Machilus* Rumph. ex Nees）等类群的系统学问题（Christophel 等，1996；Nishida and Christophel，1999；Li and Christophel，2000；Zhuang 等，2002）。到目前为止，虽然 *Persea borbonia*（L.）Spreng. 的气孔器（Edwards，1989）和 *Persea americana* 的叶表皮特征（Kamel and Loutfy，2001）曾经有过研究报道，但对鳄梨属叶表皮特征较为全面的对比研究工作尚未开展。本研究试图通过对 54 种鳄梨属植物叶表皮特征的观察和分析，为鳄梨属以及樟科积累叶表皮微形态学基础资料，探讨其对鳄梨属植物的分类学意义，为进一步深入研究樟科近缘属间亲缘关系提供证据。

1 材料和方法

本研究实验材料为美国密苏里植物园标本馆（Missouri Botanical Garden，USA；MO）提供的鳄梨属 54 个物种的叶片标本（约占鳄梨属 60% 种类），其中仅鳄梨为中国引种（原产地是美洲），其它均采自美洲（图 1），具体凭证标本信息见表 1。

实验参考 Christophel 等（1996）的方法，将材料制成玻片后用 Olympus BX51 光学显微镜在 100 倍油镜视野下观察。为确定在光学显微镜下叶表皮特征的一致性，每个种取 2 枚以上来自不同地点的样品叶片。综合 Hill（1986）、Christophel and Rowett（1996）、Nishida and Christophel（1999）、Li and Christophel（2000）、Li 等（2004）和 Nishida and van der Werff（2007）进行樟科叶表皮研究时使用的特征，本研究主要记录的叶表皮特征见表 2。气孔器方面的术语基于 Dilcher（1974）的研究，其他特征的术语则按照 Wilkinson（1979）的分类标准。

在数据处理前进行以下计算（Franco，1939；Wilkinson，1979）：气孔器指数 $I=S/(E+S)$，其中 S 是单位视野气孔数，E 是该单位视野普通表皮细胞数；毛状体指数的计算参照气孔器指数。将定性特征进行数字编码，代表性状状态的数字没有进化含义，定量特征取平均值。建立观测数据矩阵后（表 2），用 SAS9.0（SAS Institute，Cary，NC，USA）进行主成分分析（PCA）和聚类分析 Cluster（ward）。

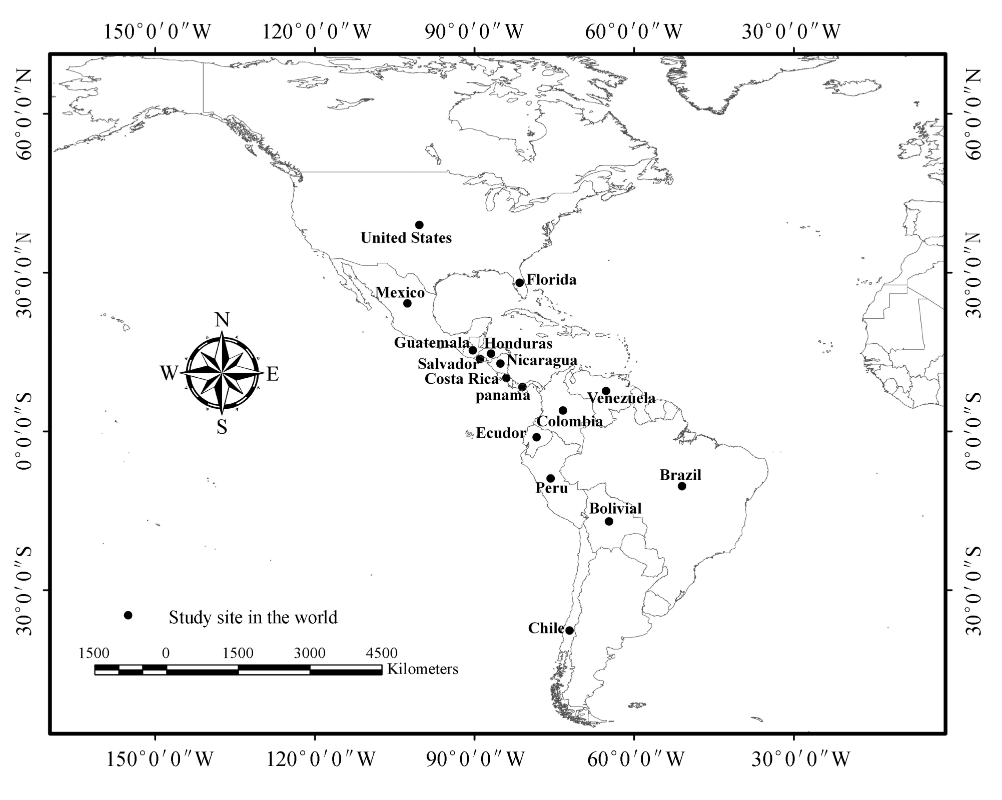


图 1　鳄梨属植物的采集地点

Fig. 1　Map showing locations of *Persea* species examined

表1　实验材料及凭证标本（按 Kopp，1966 年分类系统）

Table 1　Vouchers of *Persea* species examined in the study according to Kopp's system (1966)

种名 Species	凭证标本 Vouchers	采集地 Location
***Persea* subg. *Persea*：**		
鳄梨 *Persea americana* Mill.	J. Li（李捷）2002001	中国云南版纳植物园 XTBG，Yunnan，China
鳄梨 *Persea americana* Mill.	J. S. Zhong（钟晋顺）2006095	中国云南版纳植物园 XTBG，Yunnan，China
Persea schiedeana Nees	J. F. Morales 222	哥斯达黎加 Costa Rica
Persea schiedeana Nees	J. F. Morales 2173	哥斯达黎加 Costa Rica
***Persea* subg. *Eriodaphne* Nees：**		
Persea alba Nees	G. Hafschbach 59099	巴拿马 Panama
Persea alba Nees	M. Borgo & R. M. Britez 2165	美国 USA
Persea aurata Miq.	B. M. T. Walter 2. 123	巴西 Brazil

续表1

种名 Species	凭证标本 Vouchers	采集地 Location
Persea aurata Miq.	D. A. Folli 4075	巴西 Brazil
Persea boldufolia Mez	H. van der Werff 14972	秘鲁 Peru
Persea boldufolia Mez	H. van der Werff 15086	秘鲁 Peru
Persea borbonia (L.) Spreng.	A. Bradley & J. Stone 127	美国 USA
Persea borbonia (L.) Spreng.	John Stone & Adam Bradley 3414	美国 USA
Persea brenesii Standl.	Gerardo Rivera 1358	哥斯达黎加 Costa Rica
Persea brenesii Standl.	J. F. Morales 2238	哥斯达黎加 Costa Rica
Persea brevipes Meisn.	P. M. Jorgensen 445	厄瓜多尔 Ecuador
Persea brevipes Meisn.	G. P. Lewis 2921	厄瓜多尔 Ecuador
Persea brevipes Meisn.	B. Ollgard 90536	厄瓜多尔 Ecuador
Persea buchtienii O. C. Schmidt	Marlco Lewis 38025	玻利维亚 Bolivia
Persea buchtienii O. C. Schmidt	M. Nee 42046	玻利维亚 Bolivia
Persea bullata L. E. Kopp	H. van der Werff & M. Palacios 9269	厄瓜多尔 Ecuador
Persea bullata L. E. Kopp	Walter Palacios & M. Tivado 13150	厄瓜多尔 Ecuador
Persea chamissonis Mez	E. Ventura 6767	墨西哥 Mexico
Persea chamissonis Mez	E. Ventura 6768	墨西哥 Mexico
Persea chrysophylla L. E. Kopp	Francisco Javier Roldon 2271	哥伦比亚 Colombia
Persea chrysophylla L. E. Kopp	Francisco Javier Roldon 2340	哥伦比亚 Colombia
Persea cuneata Meisn.	J. F. Morales 3020	哥斯达黎加 Costa Rica
Persea cuneata Meisn.	Mitton Tirado & B. Gray 894	厄瓜多尔 Ecuador
Persea donnell-smithii Mez	Ronald L. Liesner 26801	洪都拉斯 Honduras
Persea donnell-smithii Mez	Ricardo Rueda 11549	尼加拉瓜 Nicaragua
Persea fastigiata L. E. Kopp	Ronald L. Liesner 17760	委内瑞拉 Venezuela
Persea fastigiata L. E. Kopp	Ronald L. Liesner 25885	委内瑞拉 Venezuela
Persea ferruginea Kunth	J. E. Madsen & L. Ellenmann 91017	厄瓜多尔 Ecuador
Persea fulva L. E. Kopp	Wilson Ganev 072	巴西 Brazil
Persea fulva L. E. Kopp	Wilson Ganev 426	巴西 Brazil
Persea haenkeana Mez	A. Fuentes 7370	玻利维亚 Bolivia
Persea haenkeana Mez	J. C. Soloman 9293	玻利维亚 Bolivia
Persea hintonii C. K. Allen	J. Villa & J. Chavezl 568	墨西哥 Mexico
Persea hintonii C. K. Allen	T. S. Cochran & M. Chazarob 12. 536	墨西哥 Mexico
Persea humilis Nash	Sae A. Thompson 5181	佛罗里达 Florida
Persea humilis Nash	R. K. Godfrey 79201	美国 USA
Persea jenmanii Mez	A. S. Tavaroes & M. G. Silva 60	巴西 Brazil
Persea jenmanii Mez	Alfredo Chaviel 182	委内瑞拉 Venezuela
Persea liebmannii Mez	Hiram Rubio 1873	墨西哥 Mexico
Persea liebmannii Mez	T. Weadt 6775	墨西哥 Mexico
Persea liebmannii Mez	A. C. Sanders 14382	墨西哥 Mexico
Persea lingue (Ruiz & Pav.) Nees	C. Aedv7242	智利 Chile
Persea lingue (Ruiz & Pav.) Nees	C. M. Taylor 10358	智利 Chile
Persea longipes (Schltdl.) Meisn.	Heriberto Hernandez G. 2311	墨西哥 Mexico
Persea longipes (Schltdl.) Meisn.	P. Vera Caletti 175	墨西哥 Mexico
Persea major (Nees) L. E. Kopp	Nascimento F. H. F. 122	巴西 Brazil
Persea major (Nees) L. E. Kopp	L. C. S. Assis 372	巴西 Brazil
Persea meridensis L. E. Kopp	Santos Miguel Nino 114	委内瑞拉 Venezuela
Persea meridensis L. E. Kopp	H. van der Werff 7621	委内瑞拉 Venezuela
Persea mutisii Kunth	Aida Alvavez 1209	厄瓜多尔 Ecuador
Persea mutisii Kunth	J. Campos 5838	秘鲁 Peru
Persea obtusifolia L. E. Kopp	H. van der Werff 14040	哥斯达黎加 Costa Rica
Persea obtusifolia L. E. Kopp	Maritza Vega 205	巴拿马 Panama
Persea palustris van der Werff	A. F. Bradley & J. Stone938	美国 USA
Persea palustris van der Werff	James S. Miller 9018	美国 USA
Persea palustris van der Werff	R. Dale Thomas 159. 680	美国 USA
Persea peruviana Nees	Rodolfo Vasquez 6907	秘鲁 Peru
Persea peruviana Nees	H. van der Werff 16514	秘鲁 Peru

续表1

种名 Species	凭证标本 Vouchers	采集地 Location
Persea pseudofasciculata L. E. Kopp	Brad Boyle 3680	厄瓜多尔 Ecuador
Persea pseudofasciculata L. E. Kopp	San Chez-vegal 9947	秘鲁 Peru
Persea purpusii L. E. Kopp	E. Carranza 1022	墨西哥 Mexico
Persea purpusii L. E. Kopp	E. Carranza 2982	墨西哥 Mexico
Persea rigens C. K. Allen	William G. Vargas 4036	美国 USA
Persea rigens C. K. Allen	William G. Vargas 3049	哥伦比亚 Colombia
Persea rigens C. K. Allen	Gerardo Herrera 3918	哥斯达黎加 Costa Rica
Persea rigens C. K. Allen	Gerardo Herrera 4744	哥斯达黎加 Costa Rica
Persea rufotomentosa Nees & C. Mart.	A. E. Brina 39. 263	巴西 Brazil
Persea rufotomentosa Nees & C. Mart.	Marcelo Ferreira de Vasancelos 40. 229	巴西 Brazil
Persea ruizii J. F. Macbr.	James L. Luteyn 13558	玻利维亚 Bolivia
Persea ruizii J. F. Macbr.	St. G. Beck 19955	玻利维亚 Bolivia
Persea sericea Kunth	H. van der Werff 9433	厄瓜多尔 Ecuador
Persea sericea Kunth	G. Harling 13195	厄瓜多尔 Ecuador
Persea subcordata (Ruiz & Pav.) Nees	Homero Vargas 3394	厄瓜多尔 Ecuador
Persea subcordata (Ruiz & Pav.) Nees	W. Galiano 4288	秘鲁 Peru
Persea venosa Nees & Mart. ex Nees	J. R. Stehmann 2658	巴西 Brazil
Persea venosa Nees & Mart. ex Nees	J. A. Lombardi 4970	巴西 Brazil
Persea veraguasensis Seem.	Erick Bello 2692	哥斯达黎加 Costa Rica
Persea veraguasensis Seem.	William Haber 10819	哥斯达黎加 Costa Rica
Persea veraguasensis Seem.	R. J. Schmalzelx 48	巴拿马 Panama
Persea veraguasensis Seem.	D. W. Roubik 943	萨尔瓦多 Salvador
Persea vesticula Standl. & Steyerm.	Thomas Hawkins 918	洪都拉斯 Honduras
Persea vesticula Standl. & Steyerm.	R. A. Carballo 346	萨尔瓦多 Salvador
未知：		
Persea albida Kosterm.	William Burger 12182	哥斯达黎加 Costa Rica
Persea albida Kosterm.	Majia Dario 54	洪都拉斯 Honduras
Persea albiramea van der Werff	Karsten Thomsen 491	哥斯达黎加 Costa Rica
Persea albiramea van der Werff	Gerardo Herrera 4980	哥斯达黎加 Costa Rica
Persea areolatocostae (C. K. Allen) van der Werff	Wilson Quizhpe 208	厄瓜多尔 Ecuador
Persea areolatocostae (C. K. Allen) van der Werff	H. van der Werff 16459	秘鲁 Peru
Persea brevipetiolata van der Werff	Tom Wenolf 3252	墨西哥 Mexico
Persea brevipetiolata van der Werff	Tom Wenolf et al. 4794	墨西哥 Mexico
Persea fluviatilis van der Werff	Paul E. Berry 5618	委内瑞拉 Venezuela
Persea fluviatilis van der Werff	Paul E. Berry & Judith Rosales 6388	委内瑞拉 Venezuela
Persea laevifolia van der Werff	H. van der Werff 14045	哥斯达黎加 Costa Rica
Persea laevifolia van der Werff	Barry Hammel 17334	哥斯达黎加 Costa Rica
Persea laevigata Kunth	Al Gentry 76329	哥伦比亚 Colombia
Persea laevigata Kunth	Jose L. Linares 5213	洪都拉斯 Honduras
Persea nudigemma van der Werff	Walter Palacio & C. Iguago 4587	厄瓜多尔 Ecuador
Persea nudigemma van der Werff	H. van der Werff 19209	厄瓜多尔 Ecuador
Persea obscura Lorea-Hern.	Saloman Moya J. 2465	墨西哥 Mexico
Persea obscura Lorea-Hern.	Heriberto Hernandez G. 2659	墨西哥 Mexico
Persea pajonalis van der Werff	A. Monteagado 4581	秘鲁 Peru
Persea pajonalis van der Werff	R. Vasquez 27793	秘鲁 Peru
Persea pallescens (Mez) Lorea-Hern.	C. L. Lundell 19222	危地马拉 Guatemala
Persea pallescens (Mez) Lorea-Hern.	C. L. Lundell 201910	危地马拉 Guatemala
Persea pallescens (Mez) Lorea-Hern.	Rafael Torres L. 10429	墨西哥 Mexico
Persea pallescens (Mez) Lorea-Hern.	Jose Rivera Reyes 1761	墨西哥 Mexico
Persea perseiphylla (C. K. Allen) van der Werff	Santiago Madrinan & Cesar Barbosa 863	哥伦比亚 Colombia
Persea perseiphylla (C. K. Allen) van der Werff	Santiago Madrinan & Cesar Barbosa 901	哥伦比亚 Colombia
Persea povedae W. C. Burger	Evick Bello 121	哥斯达黎加 Costa Rica
Persea povedae W. C. Burger	Nelson Zamora 1842	哥斯达黎加 Costa Rica
Persea willdenovii Kosterm.	Nascimento F. H. T. 80	巴西 Brazil
Persea willdenovii Kosterm.	J. M. Silva 2291	巴西 Brazil

2 结果

2.1 光镜下叶表皮微形态特征

2.1.1 *表皮细胞* 鳄梨属种的叶脉区域表皮细胞比非叶脉区域细胞排列规则且较长和窄，常为多边形，本研究观察的均是非叶脉区域的表皮细胞特征。鳄梨属植物上下表皮细胞特征不一致，如表皮细胞的大小和形状、垂周壁的加厚方式等。

鳄梨属植物表皮细胞平周壁的特征有光滑（smooth，Plate Ⅰ：1）、颗粒状（granulate，Plate Ⅰ：2）、条纹状（striate，Plate Ⅰ：3）和乳突状（papillate）4种类型，若为乳突状，常每个表皮细胞上方有一个突起（Plate Ⅰ：4）；鳄梨属表皮细胞平周壁大多光滑，仅 *P. albiramea* van der Werff、*P. americana*、*P. bullata* L. E. Kopp 和 *P. pallescens*（Mez）Lorea-Hern. 的叶下表皮细胞呈颗粒状；*P. hintonii* C. K. Allen 和 *P. veraguasensis* Seem. 的叶上表皮细胞平周壁呈条纹状；*P. chrysophylla* L. E. Kopp、*P. cuneata* Meisn.、*P. povedae* W. C. Burger 和 *P. subcordata*（Ruiz & Pav.）Nees 的叶下表皮细胞平周壁为乳突状。

鳄梨属植物表皮细胞垂周壁的加厚方式有平直（straight，Plate Ⅰ：5）、念珠状（beaded，Plate Ⅰ：6）和板状（buttressed，Plate Ⅰ：7）3种，念珠状加厚是垂周壁有规律地加厚，而板状型指在表皮细胞边的凹槽处加厚而使细胞外形似深波状；*P. americana* 和 *P. pallescens* 下表皮细胞垂周壁为念珠状加厚；*P. peruviana* Nees 下表皮垂周壁为板状加厚，其它物种均为平直式加厚。此外，垂周壁厚度在属内种间变化较大，如 *P. brevipetiolata* van der Werff 的上表皮细胞垂周壁比较厚（约 5.54 μm，Plate Ⅱ：11），而 *P. obscura* Lorea-Hern. 的垂周壁很薄（0.41 μm，Plate Ⅱ：12）；*P. pseudofasciculata* L. E. Kopp 的下表皮垂周壁比较厚（约 2.39 μm，Plate Ⅱ：13），而 *P. jenmanii* Mez 的垂周壁很薄（0.39 μm，Plate Ⅱ：14）。同一物种上下表皮细胞的垂周壁厚度不一致，但大多数种在同一表面的垂周壁厚度一致，仅 *P. pseudofasciculata*（Plate Ⅱ：13）上表皮垂周壁厚度极不一致。

叶表皮细胞形状大致可分为多边型（polygonal）和不规则型（irregular）两种类型。依据垂周壁的式样和波状起伏程度，多边型可进一步分为圆形（rounded，Plate Ⅰ：8）和有角的形状（angular，Plate Ⅰ：9）；不规则型分为浅波状（undulate，Plate Ⅱ：10）和深波状（sinuous，Plate Ⅱ：11），浅波状指表皮细胞每条边有一个突起和凹槽，而深波状每条边则不止一个突起和凹槽。

在所研究的材料中，上表皮细胞可长达 36.09 μm（*P. areolatocostae*（C. K. Allen）van der Werff），也可短至 14.93 μm（*P. vesticula* Standl. & Steyerm.）；较宽的可达 25.89 μm（*P. areolatocostae*），较窄的仅 8.61 μm（*P. brevipetiolata*）。下表皮细胞长度为 15.42 μm（*P. brevipes* Meisn.）至 34.11 μm（*P. americana*）不等，宽度范围约为 9.13 μm（*P. aurata* Miq.）至 17.67 μm（*P. albiramea*）。鳄梨属表皮细胞间结合大多是紧密的，只有少数种细胞间隙较大，如 *P. brevipetiolata* 的上表皮细胞（Plate Ⅱ：11）。

2.1.2 *毛状体* 鳄梨属植物的毛都是单细胞单孔（Plate Ⅱ：16），毛状体特征在同一种内较稳定，但在属内种间的变化没有明显的分类学价值。有的种上下表皮均无毛或具毛，有的上表皮无毛但下表皮有毛，未见上表皮有毛而下表皮无毛的情况；若有毛状体，则在脉和网眼空隙均存在，同一物种内毛状体长短不一致。

在研究中发现有些种仅可见毛状体基部，可能是由于毛状体在发育过程中凋落或在实验处理时被除去，如 *P. veraguasensis* 上表皮的毛状体（Plate Ⅰ：3），上表皮的毛更易脱落。上表皮毛状体基部孔直径较大的有 *P. major*（Nees）L. E. Kopp（18.68 μm）和 *P. brevipes*（18.22 μm），下表皮毛基孔径较大的有 *P. borbonia*（18.38 μm）、*P. chamissonis* Mez（17.51 μm）和 *P. major*（17.19 μm）。

毛状体基部围绕细胞数常为6个左右，有的种较多，如 *P. vesticula* 上表皮毛基部围绕细胞可多达10个，*P. lingue*（Ruiz & Pav.）Nees、*P. palustris* van der Werff 和 *P. chamissonis* 下表皮毛基部围绕细胞可达11个。毛状体指数最高的是 *P. perseiphylla*（C. K. Allen）van der Werff（34.653%）和 *P. jenmanii*（34.536%）。

2.1.3 *气孔器* 鳄梨属植物的气孔下生，即只分布在叶远轴面，2个副卫细胞平列型排列，保卫细胞下陷，副卫细胞看起来像保卫细胞，与 Christophel 等（1996）的研究结果一致。气孔

器均匀分布在网眼空隙内，长轴相对于叶脉方向随机，在叶脉区域未见气孔。

鳄梨属植物的平列型气孔器可进一步大致分为3种类型：Ⅰ. 副卫细胞染色浅，呈透明状（Plate Ⅱ：17）；Ⅱ. 副卫细胞染色深，气孔开口较大，使中间区域染色浅（Plate Ⅱ：18）；Ⅲ. 副卫细胞颜色深，气孔开口小，使气孔全呈深色（Plate Ⅲ：19）；鳄梨属植物大多具Ⅱ、Ⅲ类气孔。鳄梨属植物的气孔突出物形状有直且薄型（straight and thin，Plate Ⅱ：17）和蝴蝶型（butterfly-shaped，Plate Ⅲ：20）两种，大部分物种为直且薄型。

鳄梨属有些种存在气孔极杆（Polar rod，Plate Ⅰ：4），但这一特征在不同微距下和同一物种不同气孔中观察的结果不同，存在较大的人为因素。大部分气孔与表皮细胞水平，只有 *P. areolatocostae* 的气孔下陷（Plate Ⅰ：8）。有的气孔旁有一对表皮细胞，可能是气孔的一部分，如 *P. obscura*（Plate Ⅲ：20）。气孔器周围细胞数常为6个左右，*P. obscura* 和 *P. rigens* 最多达到了10个。气孔器的大小和指数因种而异，*P. obscura*（33.02 μm）、*P. rigens*（32.64 μm）和 *P. brevipetiolata*（32.52 μm）的气孔较长，*P. lingue*（23.54 μm）和 *P. obscura*（22.34 μm）的气孔较宽，气孔器指数最大的是 *P. americana*（29.474%）、*P. rigens*（27.179%）和 *P. buchtienii* O. C. Schmidt（25.137%）。

2.1.4　其它　鳄梨属有些种的叶表皮具分泌细胞（secretory cell，Plate Ⅲ：21）和发育不完全的气孔器（undeveloped stomata，Plate Ⅲ：22），分泌细胞分布在远轴面，常为圆形，染色浅，看起来像发亮的细胞，由几个普通表皮细胞辐射状围绕而成；发育不完全的气孔器看似气孔，实质是由4个普通表皮细胞排列成气孔的形状，随机分布。

2.2　统计学分析结果

通过将较确定的不同特征进行组合，发现对其中19个特征组合分析的结果较稳定（表2）。主成分分析（PCA）的结果表明鳄梨属被分为两个明显的分支（图2），*Persea* subg. *Persea* 中的成员 *P. americana*、*P. schiedeana* 与 *P. albiramea*、*P. laevifolia* van der Werff、*P. areolatocostae*、*P. willdenovii* Kosterm.、*P. pallescens*、*P. laevigata* Kunth、*P. fluviatilis* van der Werff、*P. nudigemma* van der Werff、*P. povedae*、*P. bullata*、*P. cuneata* 和 *P. venosa* Nees & Mart. ex Nees 14个种共同组成一小的分支，剩下的40个种组成一大分支。

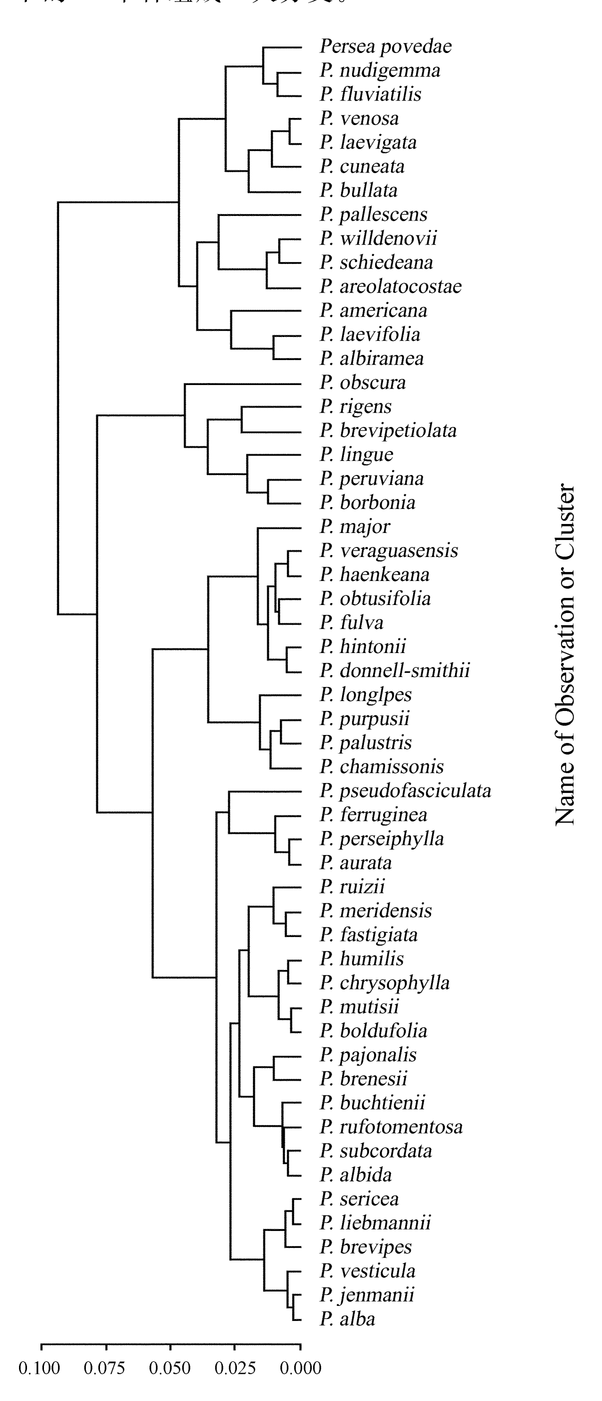


图2　鳄梨属种基于叶表皮微形态特征的PCA聚类图

Fig. 2　PCA and cluster results based on leaf epidermal micromorphological characters of *Persea*

3 讨论

3.1 鳄梨属内及其与其它属植物叶表皮微形态特征比较

鳄梨属叶表皮特征在种内变化不大，种间有一定差异，形态学特征相似的种有着基本一致的叶表皮特征，如 *P. povedae*（2室雄蕊）和 *P. cuneata*（4室雄蕊）植物形态相似（van der Werff，2002），其叶表皮特征也较为相似；*P. donnell-smithii* Mez、*P. chamissonis* 小枝和叶下表面密被直立的毛，本研究发现它们的叶表皮特征也相似，支持 van der Werff（2002）认为它们可能是同一种的观点。*P. albiramea* 和 *P. laevifolia* 的叶在枝条顶端簇生，叶上表面的三级脉下陷（大部分鳄梨属种是凸起的），下表面光滑，花被片小（不超过 3 mm），等大或近等大，果期脱落或宿存，若宿存（*P. albiramea*），被片小而位于果实基部；若脱落（*P. laevifolia*），被片在基部联合，和雄蕊一起整体脱落（van der Werff，2002），本研究中二者叶表皮特征很相似而聚成一个小支（图2）。

鳄梨属和樟科其它属的特征交错复杂，鳄梨属、*Acrodiclidium* Nees & Mart.、*Endlicheria* Nees、*Nectandra* Rol. ex Rottb.、*Tetradenia* Benth.、黄肉楠属（*Actinodaphne* Nees）、*Aniba* Aubl.、楠属（*Phoebe* Nees）、木姜子属、土楠属、樟属（*Cinnamomum* Schaeff.）、厚壳桂属、琼楠属、檬果樟属、赛楠属（*Nothaphoebe* Blume）和润楠属某些种的叶下表皮细胞呈乳突状；鳄梨属、*Apollonias* Nees、新木姜子属（*Neolitsea*（Benth.）Merr.）、檬果樟属、润楠属、油丹属（*Alseodaphne* Nees）、楠属、莲桂属（*Dehaasia* Blume）一些种的叶表皮细胞为颗粒状；鳄梨属、润楠属、樟属的叶上表皮细胞常为深波状；鳄梨属、赛楠属、润楠属、楠属、琼楠属、厚壳桂属、*Aspidostemon* 和 *Potameia* 中有的种类叶表皮细胞垂周壁为念珠状（Wilkinson，1979；Kamel and Loutfy，2001）。Li and Christophel（2000）的研究表明大部分种的气孔和普通表皮细胞同处一水平，而黑壳楠（*Lindera megaphylla* Hemsl.）和四川山胡椒（*L. setchuenensis* Gamble）的气孔下陷，本研究中 *Persea areolatocostae* 的气孔也下陷。琼楠属、闽楠（*Phoebe bournei*（Hemsl.）Yang）的副卫细胞大小不等（Christophel 等，1996），*Persea fluviatilis* 的副卫细胞也是如此。樟科远缘属种间叶表皮特征的相似性可能是遗传和对相似环境适应的趋同作用结果，表皮细胞更大、毛多、条纹状表面、高气孔密度和气孔下陷等特征有助于减少水分蒸腾，是适应干旱环境的特征（Nishida and van der Werff，2007）。

3.2 叶表皮微形态特征在物种鉴定和分类上的价值

叶表皮特征对于鳄梨属内一些表型相似和具特殊特征的种类有一定的鉴别作用。很多学者（Kopp，1966；Williams，1977；Bergh and Ellstrand，1987）依据 *Persea borbonia* 和 *P. palustris* 的小枝和叶均具不等数量的毛、花梗比叶柄短等特征认为它们是一个种，Rojas 等（2007）依据 *P. palustris* 的成熟叶为红色且被毛的特征，认为可将其与 *P. borbonia* 区分开来；在本研究中它们的气孔类型（*P. borbonia* 为Ⅲ类，*P. palustris* 为Ⅱ类）和单位视野气孔器数（*P. palustris* 更多）表现出不一致，支持 Rojas 等（2007）认为两者不是同一种的观点。*P. liebmannii* Mez 和 *P. veraguasensis* 的叶都较大，花序均匀分布在小枝上，毛紧贴于花被片，形态特征较为相似（van der Werff，2002），但在本研究中它们的毛状体指数差异较大（*P. veraguasensis* 更大）。Meissner 等（1864）将 *P. schiedeana* 作为 *P. americana* 的变种，van der Werff（2002）认为两者的区别是 *P. americana* 叶梗更短，苞片均匀被毛保护顶芽，叶窄，雌蕊光滑，对它们的叶表皮微形态学特征观察发现 *P. americana* 的叶下表皮细胞相对更大。另外，在本研究中发现以下几个物种的叶表皮特征比较特殊：*P. peruviana* 的下表皮细胞垂周壁呈板状，*P. pseudofasciculata* 上表皮垂周壁厚度极不一致，*P. nudigemma*（Plate Ⅱ：15）的上表皮细胞由 2 至 3 个细胞聚集成簇，*P. fulva*（Plate Ⅲ：26）的气孔口为明显锯齿状，*P. areolatocostae* 的气孔下陷。

本研究在表现一致的平列型气孔基础上将鳄梨属植物的气孔器进一步分为3类，但 *P. brevipetiolata*（Plate Ⅲ：23）、*P. nudigemma*（Plate

Ⅲ：24）和 *P. rigens*（Plate Ⅲ：25）三者的气孔很特殊，气孔突出物和保卫细胞下陷，两个弯月型副卫细胞围成圆形并位于保卫细胞上方。形态学上，3 个物种的花被片均等大且在果期宿存，*P. brevipetiolata* 的花和花序光滑，叶下表面脉凸起，而 *P. nudigemma* 和 *P. rigens* 的花被片两面具毛，和楠属相似（van der Werff，2002；Rohwer 等，2009），但在楠属中还未发现有此类型的气孔。

Francisco（2009）认为 *P. pallescens* 叶为羽状脉，老叶有时光滑，幼叶和被片的远轴面常具稀疏紧贴的毛，雄蕊有具柄腺体，退化雄蕊发达，雌蕊被毛，花被片在果期脱落，应归为 *Persea* subg. *Persea*。在主成份分析结果中（图 2），包括 *P. pallescens* 在内的共 9 个 Kopp（1966）所未知的物种与 *P. americana* 及 *P. schiedeana* 聚在一个小分支中，显示了较为相似的叶表皮微形态特征，支持将其归入 *Persea* subg. *Persea*。

主成分分析的结果表明鳄梨属植物被分为两个分支（图 2），其分支结构与 Kopp（1966）的分类系统大致吻合。*Persea* subg. *Persea* 中的成员 *P. americana*、*P. schiedeana* 与另外 12 个种共同组成一个小分支，其中 *P. albiramea*、*P. laevifolia*、*P. areolatocostae*、*P. willdenovii*、*P. pallescens*、*P. laevigata*、*P. fluviatilis*、*P. nudigemma*、*P. povedae* 是 Kopp（1966）未知的；由于叶表皮微形态特征更接近于 *Persea* subg. *Persea* 的种类，Kopp（1966）系统中 *Persea* subg. *Eriodaphne* 的成员 *P. bullata*、*P. cuneata* 和 *P. venosa* 也位于此小分支内。其余隶属于 *Persea* subg. *Eriodaphne* 的 40 个种组成一大分支，其中 *P. albida*、*P. brevipetiolata*、*P. obscura*、*P. pajonalis* 和 *P. perseiphylla* 是 Kopp（1966）未知的。叶表皮微形态特征研究表明 *Persea* subg. *Eriodaphne* 很可能是一个单系类群，支持 Kostermans（1993）和 Rohwer 等（2009）将其另立为一属即 *Mutisiopersea* 的观点。

3.3　对将叶表皮微形态特征运用于樟科叶化石鉴定的建议

Pole（2007）对新西兰樟科化石的研究参照 Christophel and Rowett（1996）的结果，根据气孔突出物为蝴蝶型将 OU30306 和 SL2125 号化石标本归为厚壳桂属，但 Christophel and Rowett（1996）、Nishida and Christophel（1999）、Nishida and van der Werff（2007）和本项研究表明，润楠属、楠属、油丹属、赛楠属、鳄梨属、琼楠属、新木姜子属、樟属、*Apollonias* 中部分物种的气孔突出物也为蝴蝶型。因新西兰和澳大利亚的地理特殊性，Pole（2007）对化石的界定可能在其研究区域内是正确的；但由于樟科植物的不同特征组合、网状进化使属和属下类群的界定很困难，建议在界定类群时尽量考虑重要特征的组合而不宜仅使用单个特征，如表皮细胞的形态及大小、气孔类型、毛状体指数和突出物等特征（表 2），同时建议毛状体长度不作为分类依据，因为即使在同一物种内，毛状体长度都表现不一致。

综上所述，对叶表皮特征的观察分析显示，它与来自形态学等方面的结果较为吻合，形态相似的物种通常也具有相似的叶表皮特征；而远缘属间植物由于地理环境等因素的影响也可能在叶表皮形态上表现十分相似，在使用叶表皮微形态特征对叶化石进行界定时要十分谨慎，但叶表皮特征对于疑难物种的分类和特殊物种的鉴定仍有一定的帮助。在今后的深入研究中建议可增加扫描电镜下蜡质类型、气孔外拱盖内缘、晶体等特征，同时扩大样品量并将观察结果与其它学科如形态学、分子系统学等研究结果结合分析，以确定叶表皮特征是否反映物种间系统演化关系，是否被生态因素明显影响，追溯物种的进化方式并对叶表皮特征的系统学价值进行全面评估。

致谢：本研究承蒙美国密苏里植物园 Henk van der Werff 博士在样品收集时提供大量帮助，李锡文老师对研究结果的讨论提出建设性意见，以及吴家福同学对鳄梨属采集地点图的绘制给予的热心帮助。

〔参　考　文　献〕

Ben-Ya′acov A，1995. The taxonomy of the avocado：a proposed new classification of the *Persea* subgenus *Persea* [R]. Third world Avocado Congress，Tel Aviv，Israel，Abstract：75

Bergh BO，Ellstrand N，1987. Taxonomy of the avocado [J]. *California Avocado Society Yearbook* 1987，**70**：135—145

Chen JQ (陈俊秋), Li L (李朗), Li J (李捷) *et al.*, 2009. Bayesian inference of nrDNA ITS sequences from *Machilus* (Lauraceae) and its systematic significance [J]. *Acta Botanica Yunnanica* (云南植物研究), **31** (2): 117—126

Christophel DC, Kerrigan R, Rowett AI, 1996. The use of cuticular features in the taxonomy of the Lauraceae [J]. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, **83** (3): 419—432

Christophel DC, Rowett AI, 1996. Leaf and Cuticle Atlas of Australian Leafy Lauraceae [M]. Australian Biological Resources Study, Canberra

Dilcher DL, 1974. Approaches to the identification of angiosperm leaf remains [J]. *The Botanical Review*, **40**: 1—157

Edwards HH, 1989. The stomatal complex of *Persea borbonia* [J]. *Canadian Journal of Botany*, **68**: 2543—2547

Francisco GL, 2009. *Persea pallescens*, a new combination for *Phoebe pallescens* (Lauraceae, Perseeae), a mistaken taxon of Mexico and Guatemala [J]. *Novon*, **19** (2): 201—203

Franco C, 1939. Relation between chromosome number and stomata in *Coffea* [J]. *Botany Garden*, **100**: 817—827

Hill RS, 1986. Lauraceous leaves from the Eocene of Nerriga, New South Wales [J]. *Alcheringa*, **10**: 327—351

Kamel EA, Loutfy MHA, 2001. Laurel family (Lauraceae) the significance of cuticular features, petiole anatomy and SDS-PAGE in the taxonomy of the Lauraceae [J]. *Pakistan Journal of Biological Science*, **4** (9): 1094—1100

Kopp LE, 1966. A taxonomic revision of the genus *Persea* in the western hemisphere (Perseae-Lauraceae) [J]. *Memoirs of New York Botany Garden*, **14**: 1—120

Kostermans AJGH, 1993. *Mutisiopersea* Kostermans, a new genus in Lauraceae [J]. *Rheedea*, **3**: 132—135

Li J, Christophel DC, 2000. Systematic relationships within the *Litsea* complex (Lauraceae): A cladistic analysis based on morphological and leaf cuticle data [J]. *Australian Systematic Botany*, **13**: 1—13

Li J, Christophel DC, Conran JG *et al.*, 2004. Phylogenetic relationships within the 'core' Laureae (*Litsea* complex, Lauraceae) inferred from sequences of the chloroplast gene *mat*K and nuclear ribosomal DNA ITS regions [J]. *Plant Systematics and Evolution*, **26**: 19—36

Meissner CF, 1864. Lauraceae [A]. In: Candolle AD ed., Prodromus Systematic Naturalis Regni Vegetavilis [M], **15**: 1—260

Mhameed S, Sharon D, Kaufman D *et al.*, 1997. Genetic relationships within avocado (*Persea americana* Mill) cultivars and between *Persea* species [J]. *Theoretical and Applied Genetics*, **94**: 279—286

Nishida S, Christophel DC, 1999. Leaf anatomy of *Beilschmiedia* (Lauraceae) in the neotropics [J]. *Nature and Human Activities*, **4**: 9—43

Nishida S, van der Werff H, 2007. Are cuticular characters useful in solving generic relationships of problematic species of Lauraceae? [J]. *Taxon*, **56** (4): 1229—1237

Pole M, 2007. Lauraceae macrofossils and dispersed cuticle from the Miocene of southern New Zealand [J]. *Palaeontologia Electronica*, **10** (1): 3A—38p

Rohwer JG, Li J, Rudolph B *et al.*, 2009. Is *Persea* (Lauraceae) monophyletic? Evidence from nuclear ribosomal ITS sequences [J]. *Taxon*, **58** (4): 1153—1167

Rojas EC, Terrazas T, Lo'pez-Mata L, 2007. *Persea* (avocados) phylogenetic analysis based on morphological characters: hypothesis of species relationships [J]. *Genetic Resources and Crop Evolution*, **54**: 249—258

van der Werff H, 2002. A synopsis of *Persea* (Lauraceae) in central America [J]. *Novon*, **12** (4): 575—586

Wilkinson HP, 1979. The Plant Surface (Mainly Leaf) [A]. Metcalfe CR, Chalk L eds., Anatomy of the Dicotyledons [M]. Oxford: Clarendon Press, **1**: 97—165

Williams LO, 1977. The avocados, a synopsis of the genus *Persea*, subg. *Persea* [J]. *Economic Botany*, **31**: 315—320

Zhuang XY (庄雪影), Zhang Y (张粤), Sun TX (孙同兴), 2002. Leaf epidermis and their taxonomic significance in *Machilus* of Hong Kong [J]. *Journal of South China Agricultural University* (华南农业大学学报), **23** (1): 52—54

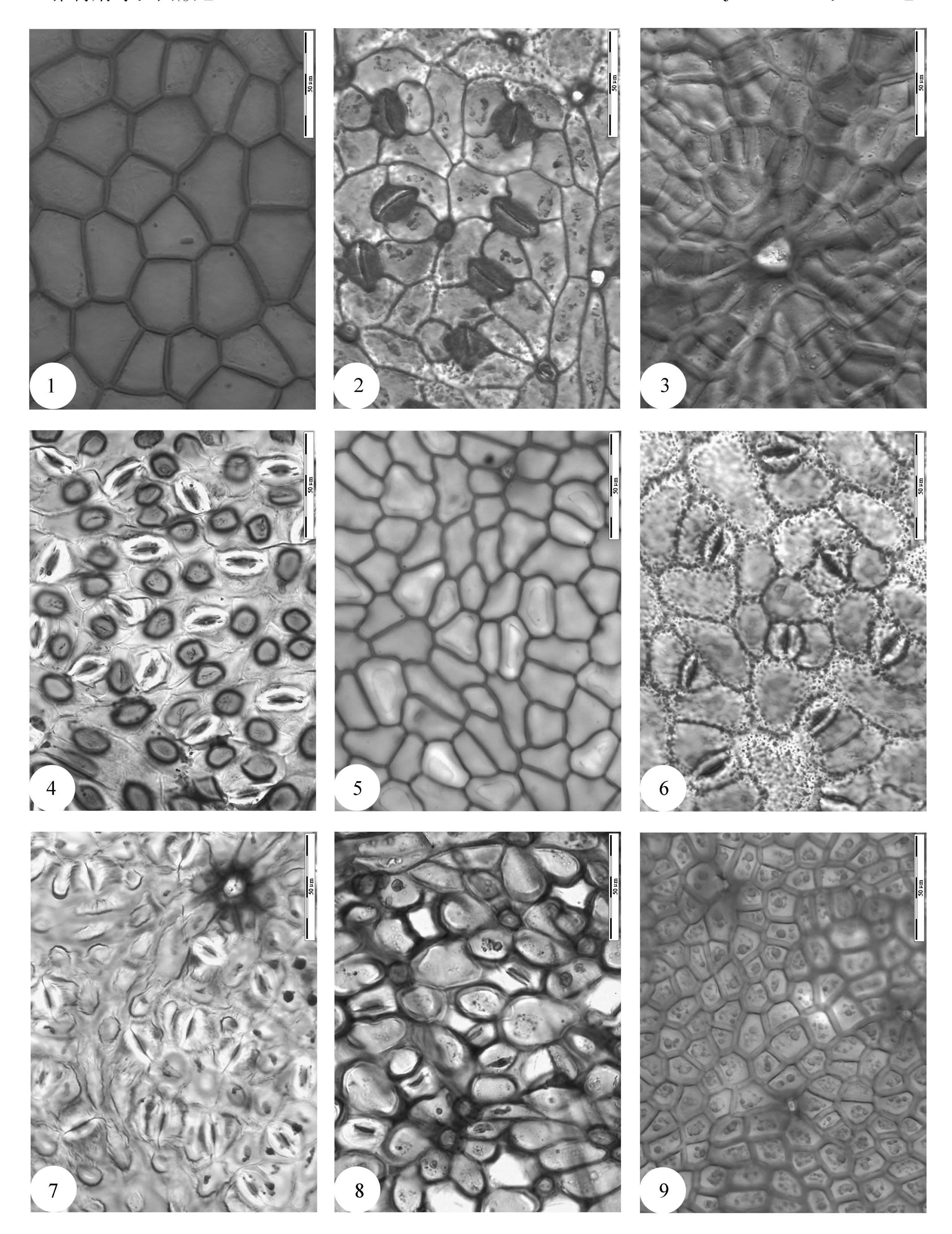
Explanation of Plates

Plate Ⅰ 1－9. Characteristics of leaf epidermal micromorphology using light microscopy. 1. *Persea areolatocostae*; 2. *P. albiramea*; 3. *P. veraguasensis*; 4. *P. povedae*; 5. *P. laevifolia*; 6. *P. pallescens*; 7. *P. peruviana*; 8. *P. areolatocostae*; 9. *P. alba*.

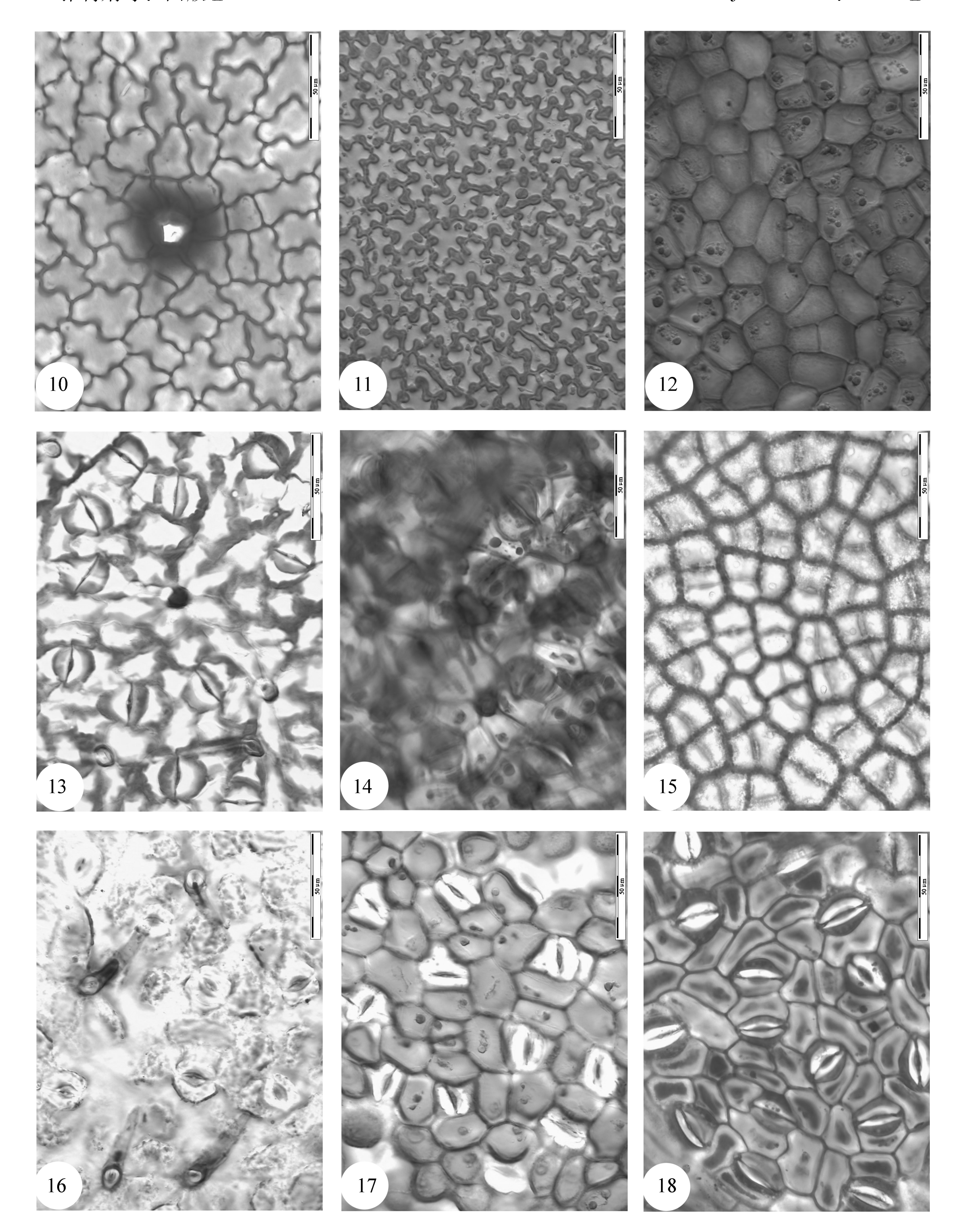
Plate Ⅱ 10－18. Characteristics of leaf epidermal micromorphology using light microscopy. 10. *P. palustris*; 11. *P. brevipetiolata*; 12. *P. obscura*; 13. *P. pseudofasciculata*; 14. *P. jenmanii*; 15. *P. nudigemma*; 16. *P. pallescens*; 17. *P. venosa*; 18. *P. palustris*.

Plate Ⅲ 19－26. Characteristics of leaf epidermal micromorphology using light microscopy. 19. *P. chamissonis*; 20. *P. obscura*; 21. *P. meridensis*; 22. *P. major*; 23. *P. brevipetiolata*; 24. *P. nudigemma*; 25. *P. rigens*; 26. *P. fulva*

郭莉娟等：图版Ⅰ　　GUO Li-Juan *et al*.: Plate Ⅰ



郭莉娟等：图版Ⅱ GUO Li-Juan *et al*.: Plate Ⅱ



郭莉娟等：图版Ⅲ　　GUO Li-Juan *et al*.: Plate Ⅲ

